Acta Arachnologica, 62(2): 111–119, December 31, 2013

【総説】

異地性資源を消費する捕食者として クモに着目した研究
—^{13}C, ^{15}N, ^{14}C 同位体分析による進展を中心に—

原　口　　岳

520–2113 滋賀県大津市平野2丁目509–3
京都大学生態学研究センター
E-mail: takashih@ecology.kyoto-u.ac.jp

はじめに

生物は外部から吸収した物質・エネルギーによって生存している．クモのような捕食者に物質・エネルギーが到達するまでには，光合成によって有機物のほとんどを生産する植物などの生産者，植物遺骸の分解者，植物遺骸や分解者を摂食する腐植食者，植物を直接消費する植食者といった，多様な生物間の物質・エネルギーの転送を介している．従って，クモに代表される捕食者が，生態系の中でどのような役割を果たしているのか，なぜ多種多様な種が数多く存在するのか，といった疑問に回答するうえでのアプローチのひとつが，生物間の物質転送，すなわち捕食－被食関係を検出し，定量化することである．特に炭素・窒素といった，生物を構成する主要な元素の同位体比を分析することは，捕食－被食関係，つまり食物網構造の解明に寄与する．そこで，クモを巡る食物網を対象とした研究を整理し，その中で同位体分析の貢献について筆者の研究を交えて紹介する．

異地性資源とはなにか

物質の収支を理解する上で基本となるのは，生存圏の中に明瞭な空間的境界を見出し，系外からの加入と移出の速度から物質の蓄積または遺失の過程を記述する方法だろう．例えば，ある地域の森林を一つの生態系としてとらえ，植物の成長量（Kira & Shidei 1967）や二酸化炭素の収支（Baldocchi et al. 2001）を測定する事によって，面積・年あたりの炭素蓄積量を求めることができる．特に，陸域と水域は明瞭に区別されることから，物質収支はこれらの生態系毎に別個に扱われる例が多かった．

生態系間が物質の移動を介して接続していること自体は古くから認識されていた（e.g. Vannote et al. 1980）．一方で，明瞭に区別される生態系どうしがどのように影響を及ぼし合っているのかに焦点を合わせた研究がなされるようになったのは比較的最近のことである．Polis らは spatial subsidy という概念のもとで物質移動を介した生態系間のつながりについて整理した（Polis et al. 1997）．Polis の定義に従えば，spatial subsidy とは「供給側の制御下にあり，受け手側の個体群の生産性を増大させるような，あるハビタットから別のハビタットへの資源の移動」である．資源とは，具体的には餌・デトリタス（生物の遺骸）・栄養塩を指しており，この指摘以降，様々な研究によって spatial subsidy が生態系内での個体群・群集動態を駆動していることが実証されてきた．それらの例が示すように，特定の生態系内での生物の動態は，系外からの資源流入，すなわち異地性資源の質や量を考慮しなければ理解することが出来ない．

クモの群集動態を考える場合，彼らは節足動物を中心に様々な生物を捕食するため，餌の中には系外からやってくる生物も含まれる．従って，異地性の餌資源の増大はクモ群集の増減，場合によっては群集組成にも関与する可能性がある．一方，有機物や栄養塩といった，餌生物にとっての異地性資源が流入し，それが餌生物の量を増大させることを介して，クモ群集が変化することもありうる．様々な餌を捕食することが可能であり，特に造網するクモは飛来・落下する生物を捕食することに適しているという点から，異地性資源流入はクモの群集動態，そしてクモが生息する生態系内部の食物網におけるクモの役割を理解する上で重要な物質転送の過程であると考えられる．

クモは地表面（Moulder & Reichle 1972），植物上（Basset 1991）のそれぞれで優占する捕食者であることから，クモによる捕食が他の生物に及ぼす影響は，長く研究テーマとなってきた（Wise 1993, 2004; Lawrence & Wise 2004; Miyashita & Niwa 2006）．また，クモがどのような餌を利用しているのかは，種間で占めるニッチ（生態的地位）の違いを示す情報の一つとして調査されてきた（Olive 1980, 1981; Brown 1981）．一方で，以下に紹介する研究は餌の起源する有機物・生態系を問題としていることに特徴がある．そうした事例研究を挙げ，異地性資源流入という概念が提示されて以降の10年余りの間に，クモを巡る食物網の理解がどのように進展したのかを解説することが本文の目的である．

異地性資源流入の検出と定量の方法

異地性資源流入の存在を示す上での代表的な方法のひとつが野外における操作実験である．異地性餌資源の流入を遮断する（exclusion），または異地性餌資源の生産性を増大させるように，有機物や栄養塩を添加する（addition）といった操作の結果，クモ群集に生じる変化を観測するという方法が一般に用いられている．これらの方法により，実験対象とした生態系において異地性餌資源流入がクモにとって重要であるか否かを定性的に評価する事ができる．

これに対して，ある生態系におけるクモへの異地性資源

流入の寄与率を量的に測定する方法もしばしば行なわれる．最も基本的な方法としては，捕食行動を観察し，クモに捕獲された餌の同定とバイオマス推定によって異地性資源寄与の量を推定する事ができる．ただし，このような方法は観測者の多大な労力を伴う事に加え，様々な種のクモを対象とする場合，捕食行動の異なる種によって捕食行動の観測頻度が大きく異なる事が問題となる．そこで，より簡便に餌資源の定量を行なうための方法が提案されてきた．その一つが炭素および窒素の同位体分析を用いた方法である．

生物体を構成する炭素および窒素には複数種が存在し，天然には中性子数の違いに応じて ^{12}C，^{13}C，^{14}C および ^{14}N，^{15}N が存在する．^{13}C，^{14}C，^{15}N の存在比は極めて小さいが，生物体を構成する炭素窒素のうち，これら微量の同位元素の割合の大小が測定可能である．単なる％表記ではこうした微量同位元素のかすかな濃度の違いを表すには不向きであること，測定手法自体が原理的に濃度既知の試料に対する相対変化を算出していることに起因して，下記のような表記方法が提案されている．

$$\delta^{13}C_{std} \text{ or } \delta^{15}N_{std} = R_P/R_{std} - 1$$
$$R_P = N(^iE)_P/N(^jE)_P$$
$$R_{std} = N(^iE)_{std}/N(^jE)_{std}$$

（$N(^iE)$ は質量数 i の同位体，E の数量を表す．同位体比 R は重い同位体を分子，すなわち $i>j$ として定義される．）すなわち，^{13}C，^{15}N 同位体比の大小は標準物質に対する偏差として表される．また，試料間の同位体比の相違はわずかであるため，通常，値は千分率（‰）で表される．一例として，天然に存在する全窒素原子のうち，0.9964 は ^{14}N であり，^{15}N は残り 0.0036 を占める．従って標準物質である大気窒素も R_{std} は約 0.0037 である．定義式である $\delta^{15}N_{std} = R_P/R_{std} - 1$ に従って 1 ‰に相当する ^{14}N，^{15}N 数の割合の変化を求めると，1 ‰の変化とは 10^{-6} の桁が変化する程度であるということになる．このように，同位体比の天然存在比の分析で測定されているのは元素数のごくわずかな変化である．

^{13}C 同位体における国際標準物質は Vienna Pee Dee Belemnite であり，^{15}N 同位体においては大気中の窒素である．これらは同じ炭素（窒素）ではあるものの，同位元素は互いに質量が異なるために，重い同位元素の数・配置によって，分子の化学反応速度が異なる．そこで，生物の代謝も化学反応のひとつであることから，生物を構成する有機物の同位体組成は，「どのような物質を同化したか（起源する有機物の同位体比）」および「同化過程における同位体比の変化（同位体分別）」によって変化する．生態系内での炭素同位体比の相違として特に重要な要素は，陸域生産の大半を占める C_3 植物の $\delta^{13}C$ 値は－28〜－26 ‰程度であり，しばしば水域生産（典型的には－20 ‰）とは異なる値を持つ場合があることである（吉岡 2006；Ishikawa et al. 2012 も参照）．光合成によって生産された有機物が，生産者のタイプによって異なる炭素同位体比を示し，同位体比の違いはそれらを摂食した生物にも引き継がれる．炭素の場合にも同化の過程で ^{13}C 濃度が増大するが，栄養段階あたり 1 ‰以内（McCutchan Jr et al. 2003）であり，起源となる有機物の同位体比の相違に比べるとわずかな変化である．以上のことから，$\delta^{13}C$ 値は特に生物がどのような有機物起源を持つかを示す情報を提供する．

一方，植物にとっての窒素源は主として無機態であり，その同位体比には環境中の窒素循環の状態（窒素固定・アンモニア態などでの揮発・脱窒による大気窒素分子への還元などの各種反応のバランス）が反映されている．また，窒素の場合は同化の過程で栄養段階あたり ^{15}N 濃度が 3 ‰前後（McCutchan Jr et al. 2003）増大する．このような窒素同位体比の濃縮は，生物の移動する地理的スケール内で生じる有機物の窒素同位体比変動よりもしばしば大きいため，$\delta^{15}N$ 値は生物の栄養段階に関する情報を提供する．たとえば植物（栄養段階 1）の $\delta^{15}N$ 値に対して植食昆虫（栄

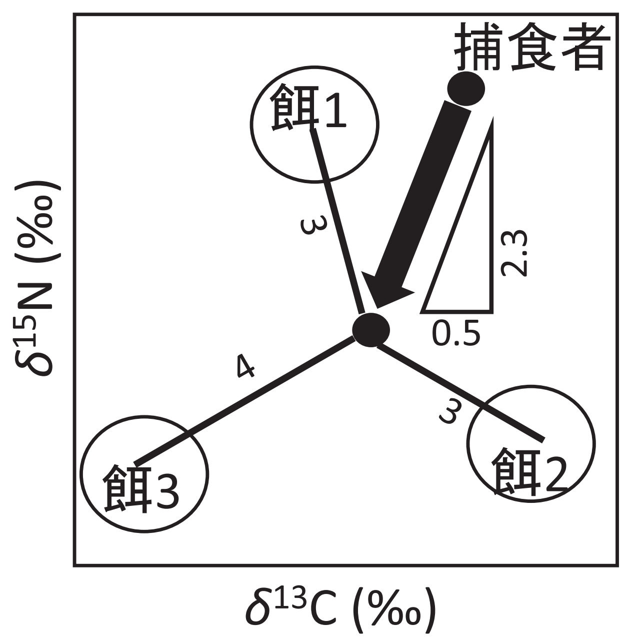


図 1． 炭素窒素安定同位体に基づく餌寄与率の算出方法．候補とする餌資源が直接捕食されていると仮定すると，捕食被食関係一段階分の同位体濃縮分を除いた捕食者の同位体比は，餌候補の炭素および窒素の混合比によって決定する．すなわち，縦軸を窒素同位体比，横軸を炭素同位体比とするグラフ座標上で，同位体濃縮分を引いた捕食者の同位体比からの各エサ候補の距離が近いほど，その餌の寄与率が大きいことを示す．図には捕食被食関係一段階あたり炭素同位体比が 0.5 ‰，窒素同位体比が 2.3 ‰が濃縮しており，これを捕食者の同位体比から差し引いた値と，それぞれの餌の同位体比との距離が餌 1：餌 2：餌 3＝3：3：4 である場合を示した．この場合，最も簡単な算出方法に従えば，寄与率は餌 1：餌 2：餌 3＝4：4：3＝0.36：0.36：0.27 と求められる．

養段階 2）は約 2.3 ‰，クモが植食昆虫のみを捕食した場合（栄養段階 3）は約 4.6 ‰ほど高い値を示すことになる．飼育実験などによって求めた栄養段階あたりの同位体濃縮率を所与のものとして，ある有機物起源を同化した生物がクモの餌の何割程度を占めているのかを算出することが可能（図 1）であり，この原理に基づいた同位体データの解析法が複数提案されている（Phillips & Gregg 2003; Phillips et al. 2005; Semmens et al. 2009; Parnell et al. 2010）．

同位体を用いた食物網の解析については南川・吉岡（2006）などを参照していただくとして，この解説上重要な点は，生物体を構成する炭素・窒素同位体には生産者である植物の状態と，対象生物に到るまでの物質転送に関する情報が反映されているという事である．クモを巡る食物網を明らかにする上では，特に陸域の捕食者への水域由来の餌資源の加入を検出する手段として用いられてきた．

最後に，異地性資源流入を検出する手段として同位体比を用いる上で，もう一つの炭素同位体である ^{14}C について紹介する．^{13}C が天然に存在する全炭素のうち 0.011 を占めるのに対し，現在の ^{14}C の天然存在量は全炭素の約 10^{-12}（Vogel & Love 2005）に過ぎない．また，^{14}C は大気中に多く存在する ^{14}N と質量数が同じであることから，^{13}C の存在比の分析とは異なる分析方法が必要となる．費用と分析所要時間の点から多数サンプルの分析は今のところ困難であるが，^{13}C とは異なる情報を ^{14}C 存在比が提示することから，近年生態学における分析例が増加している．^{14}C は放射性同位元素であり，半減期がおよそ 5700 年と長いため，考古学における年代測定の手段として用いられてきた．この目的に従い，^{14}C の測定値は特別な表記が用いられる（Stuiver & Polach 1977）．まず，通常の同位体比と同様に，‰表記による δ^{14}C 値は以下の通りである．標準物質の値として用いられるのは測定値そのものでは無く，absolute standard（A_{abs}）と呼ばれる，標準物質（シュウ酸）自身の核崩壊による ^{14}C 濃度減少を考慮して 1950 年当時の ^{14}C 濃度に換算した値である（Stuiver & Polach 1977）．

$$\delta^{14}\mathrm{C} = \left(\frac{A_{\mathrm{sample}}}{A_{\mathrm{abs}}} - 1\right) \times 10^3$$

^{14}C 濃度は，この δ^{14}C 値に，さらに以下の補正を加えた Δ^{14}C，もしくは pMC（percent modern carbon）で示すことが一般的である．以下の式は，千分率（‰）で示した δ^{13}C，δ^{14}C，Δ^{14}C 値の間の関係を示している．

$$\Delta^{14}\mathrm{C} = \delta^{14}\mathrm{C} - 2(\delta^{13}\mathrm{C} + 25)\left(1 + \frac{\delta^{14}\mathrm{C}}{1000}\right)$$

この補正は，質量数の違いに起因して，^{14}C は ^{13}C の 2 倍の同位体濃縮を生じることを利用し，δ^{13}C＝－25 ‰（おおよそ陸上 C_3 植物の値）である時の ^{14}C 濃度という形に値を変換することを意図している．つまり，Δ^{14}C で表記される ^{14}C 濃度には，論理上，栄養段階の増大に伴う濃縮が生じない．なお，このようにして算出された Δ^{14}C 値は，核崩壊と高層大気での放射性炭素の生成の平衡したときの値がおよそ 0 ‰となるよう設定されている．

さて，2013 年現在，大気 CO_2 の Δ^{14}C 値を分析した場合，平均的には数十‰の値をとる．つまり，現生大気中には過去多量に生成した $^{14}CO_2$ が含まれており，平衡状態にはない．これは，1950 年代半ばから 1963 年（部分的核実験禁止条約の調印）にかけて多数行なわれた大気核実験により，^{14}C が短期的に生成されたためである．現在，$^{14}CO_2$ 濃度は

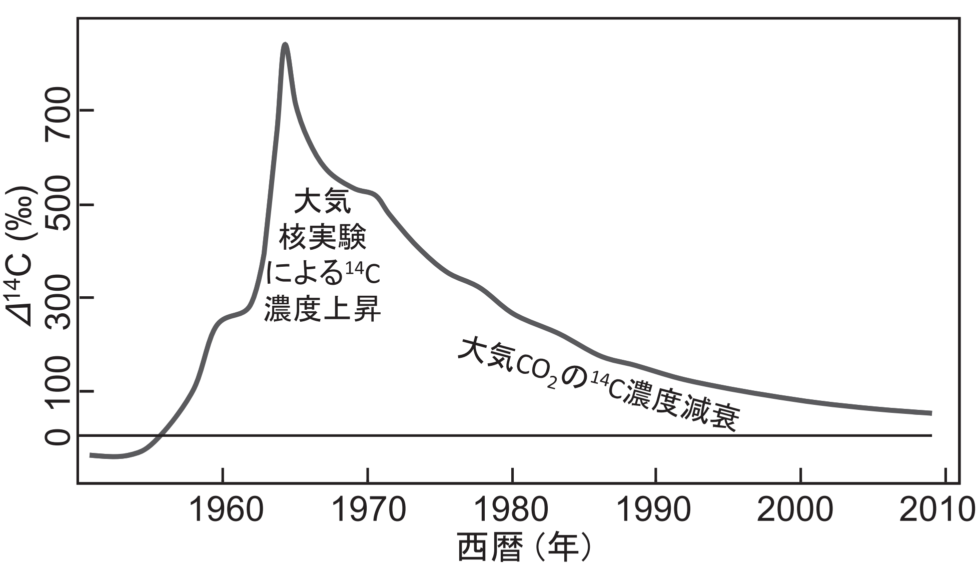


図 2. 大気中の CO_2 における Δ^{14}C 値（‰）．複数の文献値を元に簡略化して示した．生物の体組織を構成する炭素の Δ^{14}C 値は，「平均して何年程度前の光合成産物に起源しているか」に応じて異なる値を示す．

海に溶け込んだり生物圏に取り込まれたりして単調に減少している（図 2）.

Δ^{14}C 値の定義に起因して，植物の光合成によって固定された有機物中の Δ^{14}C 値は光合成が行なわれた時点での大気 CO_2 の ^{14}C 濃度に等しい．そこで，既に述べたように大気中の $^{14}CO_2$ 濃度が一定の割合で減少し続けていることを利用すれば，生態系内に存在する有機物が，「採取した時点からさかのぼって何年前に生産されたのか」を示すことができる．この値は植物起源の有機物を摂食した生物，さらに捕食者にも引き継がれる．例えば，多くの植物は毎年葉を落とし，新たな葉を展開するため，そうした部位を摂食する植食昆虫はほとんど今年生産された有機物を利用していることになる．これに対し，例えばシロアリやミミズといった腐植食の生物は，バイオマスとして長期間蓄積した有機物（木材や根）および土壌中で時間を掛けて分解されていく過程にあるものを直接・間接に摂食している．こうした生物が利用するのは数年〜十数年前に生産された有機物である（Briones et al. 2005; Hyodo et al. 2006, 2012）．そこで，餌生物が地下部に蓄積した有機物と地上部の植物体由来のどちらに起源しているのかを識別する上で，Δ^{14}C 値が有益な指標となると考えられる．

以下では，操作実験や同位体分析といった手法がクモを巡る食物網に適用された事例を，水域からクモへと供給される異地性資源・陸域，特に腐食連鎖系からクモへ供給される異地性資源に分類して紹介する．

水域から到来する餌資源

河川近くの植物上には多数のクモが生息し，かつ特有の種組成のクモが見出される．なぜ河川付近に特有のクモ群集が成立し,それが他の生物にとってどのような意味を持つのか？は生態学上の問いの一つである．

この問いに対して食物網の視点から答えた研究のひとつとして，河川からの水生昆虫の羽化を遮断する大規模野外実験により，水生昆虫が加入することがクモに与える影響を明らかにした例を紹介する（Nakano & Murakami 2001; Kato et al. 2003）．水生昆虫を遮断することによって，植物上の造網性クモ類のうち，特に 5 月から 6 月にかけて，水平円網を張るタイプのクモ（アシナガグモ科）のみが減少した．実験の行なわれた 5 月から 7 月において，水生昆虫の羽化量が最も多かったのは 5 月，少なかったのが 7 月であり，水平円網タイプのクモの季節性も，水生昆虫の羽化の季節性と対応が見られた．これらの結果から，（1）水生昆虫が河畔林の造網性クモにとって重要な餌源であること，（2）捕食タイプによって水生昆虫への依存度が異なり，特に水平円網を張るタイプが餌源を水生昆虫に強く依存していることが示された．

安定同位体は河川から羽化した水生昆虫の寄与がどの程度であり，それがどのような要因によって変化するのかを明らかにする手段として用いられてきた．Akamatsu et al.（2004）によると，河川からの距離が 5 m 以内の地点から採集された水平円網タイプのクモで水域起源の異地性資源（羽化した水生昆虫）の寄与が最も大きかった．この結果は，（1）水生昆虫の得やすさ（河川からの距離），（2）クモ側の捕食行動の違いの両方の要因によってクモの異地性資源への依存性が支配されていることを示している．また，分析を行なった河川周辺では水生昆虫の量的寄与が平均 54 %，最大 92 %にも達することが示された．さらに，同種（ジョロウグモ）の経時的な餌資源利用の変化を扱った研究が行なわれ，比較的小さい餌である水生昆虫の寄与はクモが幼体の時に特に寄与が大きいことが明らかになった（Akamatsu et al. 2007）．このような，クモの体サイズが小さいほど水生昆虫の寄与率が大きくなる関係は多種間で比較をした場合にも観測された（Akamatsu & Toda 2011）．このように，異地性資源流入を制御している一つ目の要因は，流入元の生態系（donor）とクモの生息する生態系（recipient）間の距離や，季節，時には水域内での捕食圧の変化（Wesner 2012）のような，異地性資源がクモの生息する場所へ供給される量に影響を与えるものである．

異地性資源の供給量の影響について，島嶼生態系における検証を行なった例として Anderson & Polis（1998）による，海からの資源流入のクモへの寄与を示した研究が挙げられる．カリフォルニア湾内の島々では，降水量が非常に少ないため陸域での光合成生産が少ない．そのため，特に島の沿岸域ではクモは多くの資源を，海藻類を起源とする食物網に依存している．河川での藻類生産と同様，海洋の藻類は陸域と比べて高い同位体比，特に，高い δ^{13}C 値を示し，これによって陸域・海域起源の有機物の寄与を調べることが出来た（Anderson & Polis 1998）．その結果，複数年を通じて沿岸の植物上のクモは特に海域起源の食物網に依存していたが，強い乾燥状態にあり，陸域生産が少ない年において，海域起源への依存性はより高まっていた．また，20 の島々の比較から，海産の漂着物の量が島の周長と面積の比により強く規定されており，小さい島ほどクモの生息密度が高くなること，漂着物の年々変動がクモの生息密度に大きな影響をもたらすことが分かった（Schoener & Spiller 2010）．これらの結果は，海産の異地性資源流入が島嶼生態系におけるクモの群集動態を支配する重要な要因であることを示している．また，ある生態系への異地性資源の重要性は，その生態系における生産性と異地性資源流入量のバランスによって決まっていることをよく示す例と言えるだろう．

一方，異地性資源流入の利用しやすさは，捕食行動の違い（Wimp et al. 2013）や体サイズといったクモ側の要因によって異なっている．クモの体サイズが水生昆虫の利用

しやすさに影響を与えるのは，水生昆虫が環境中で得られる餌の中で特定のサイズ区分に多く分布しており，クモにとって，餌の体サイズ増大と共に得られるエネルギーが増大する一方で，捕食の所要時間や逃げられる危険性も増大するためである．そこで，環境要因の変化などによって水生昆虫の羽化量が増えても，それが常にクモにとって良い餌として供給されるとは限らない．小河川にトレーサー窒素（天然には存在しないほど高濃度の ^{15}N を含む無機肥料）を加えて，河川中の植物による生産性を実験的に増大させたところ，水生昆虫の羽化数は変化せず，バイオマスのみ増大した（Davis et al. 2011）．これは，特に大型のトビケラ類の羽化数が増加したことによるものだった．しかし，トレーサー窒素を加えた区では，対照区で水生昆虫を多く捕食していたアシナガグモ科・コガネグモ科への水生昆虫寄与率が減少した．コモリグモ科・ワシグモ科など，地表面で採集されたクモは一貫して水生昆虫をほとんど捕食していなかった．この実験結果は，（1）富栄養化などの人為撹乱によって，撹乱を加えた生態系のみならず，異地性資源の利用可能性の変化を通じて他の生態系にも影響が及ぶこと，（2）捕食よって異地性資源が消費される場合，供給される餌資源の量だけではなく，生物的な特性を考慮しなければならないことを強調するものだろう．

陸域間を移動する餌資源

これまで，植物上に生息するクモへの異地性資源流入の代表的な例として，主に水域からの水生昆虫の羽化について説明してきた．水域からクモへの異地性資源流入を扱った事例に比べると，腐食連鎖系からの資源流入を扱った研究はそれほど多くない．しかし，光合成によって生産された有機物のほとんどは植物遺骸として腐食連鎖系に加入している．また，枯死した植物はほぼ例外なく地下部に入り，土壌有機物として徐々に分解される．このように，一般に陸域生態系は，地上部の植物体が生産した有機物の多くを地下部の腐食連鎖系で分解するという物質循環の構造を有している．そこで，腐食連鎖系からの資源流入にクモ群集が関わっているのであれば，陸域生態系に於いて異地性資源流入を介した群集制御機構が普遍的に存在すると言えるだろう．そこで，腐食連鎖系からの流入について，（1）異地性資源流入が植物上のクモ群集に影響を与えるのか，（2）資源の可給性とクモの捕食形質が異地性資源の利用性を支配する要因であるか，を課題として研究が行なわれてきた．

Miyashita et al.（2003）は，スギ林において地下部から植物体上のクモへ供給される羽化昆虫をシートによって遮断する実験を行なった．地下部から羽化する昆虫はほとんどが双翅目であり，特に腐植食・菌食のものが優占していた（Shimazaki & Miyashita 2000）．これらの羽化昆虫を遮断した結果，コシロカネグモ・ウズグモを中心とする植物上・造網性のクモの個体数が年間を通じて減少した．捕食された餌の観察・分類から，これらの造網性クモの餌のうち，バイオマスの半分程度が腐食連鎖由来のものであると判定された．続いて Shimazaki & Miyashita（2005）は草原と森林という大きく異なる生態系間で腐食連鎖系由来の餌が造網性のクモに餌としてどの程度寄与しているかを調べた．森林では草原と比較して，トラップで採集される生物中の腐食連鎖起源の生物の割合が大きく，主な造網性クモ（*Leucauge*，*Argiope*，*Nephila* に属するクモ）の餌組成を同属内で比較すると，森林の方が概して腐食連鎖起源の餌の割合が大きかった．また，体サイズの小さいクモほど腐食連鎖起源の餌の割合が高く，特に幼体期，体サイズの小さいクモにとって腐食連鎖に由来する異地性資源の流入が重要な餌となっていると考えられた．

こうした研究背景に基づき，筆者は同位体分析を用いることで，（1）植生遷移によって生じる環境傾度に応じて腐食連鎖由来の餌資源の重要性が変化するのか，（2）腐食連鎖由来の餌への依存度はクモの捕食行動タイプによって異なるのかを検討した．調査地として，伐採後の経過年数の異なる互いに近接した森林を選択し，森林の構造が大きく変化する過程で，低木上のクモが利用する腐食連鎖起源の餌の割合がどのように変わるのかを調べた．調査地で採集された生物のなかで，優占する 4 群（双翅目・樹上のトビムシ・半翅目・鱗翅目幼虫）を餌候補として，これらの餌候補とクモの ^{13}C，^{15}N，^{14}C 分析をおこなった結果，林齢の増加と共に双翅目の寄与率が増大していた．林齢の増加と共に単位時間あたりに採集された双翅目の個体数が増加しており，伐採後の環境変化に伴って双翅目の羽化数が増大した結果，クモがそれらの餌を多く食べるようになったものと考えられる．一方，クモの捕食行動の違いによっても利用資源は異なっていた．多くのクモにとって双翅目は最も寄与の大きい餌であり，特に円網造網性のクモ（コガネグモ・アシナガグモ科），待ち伏せ傾向の強い徘徊性クモ（主にカニグモ科）に於いて双翅目の寄与が大きかった．炭素の滞留時間の尺度として Δ^{14}C 値を分析した結果，双翅目は低木から採集された餌群よりも光合成生産後の経過時間が長い炭素（平均 7 年，最大 12 年前）に起源していた．また，植物上に生息するクモは，林齢にかかわらず，双翅目と植物上の昆虫（トビムシ・鱗翅目幼虫・半翅目）の中間の Δ^{14}C 値を示していた（図 3；Haraguchi et al. 2013）．これは，クモにとって土壌から羽化した双翅目が腐食連鎖系から飛来する重要な餌であり，分解を経た古い有機物が複数の栄養段階を経由してクモにまで転送されたということである（図 4）．これらの結果は，（1）森林が成長すると共に，その中に生息するクモは腐食連鎖に由来する餌，特に双翅目に強く依存するようになる（2）捕食行動の相

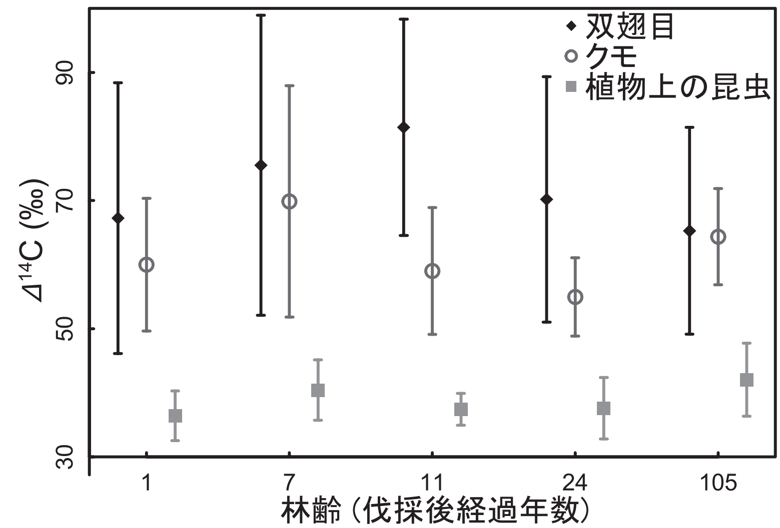


図 3. 林齢の異なる森林ごとのクモ及び餌の Δ^{14}C 値の分析結果．全ての森林で双翅目が最も古い有機物起源（高い Δ^{14}C 値）を持ち，植物上で採集される餌はほぼ植物の生葉と同じ値を示した．クモはこれら二つの区分の餌の中間的な値を示し，両者を共に捕食している事が示された．

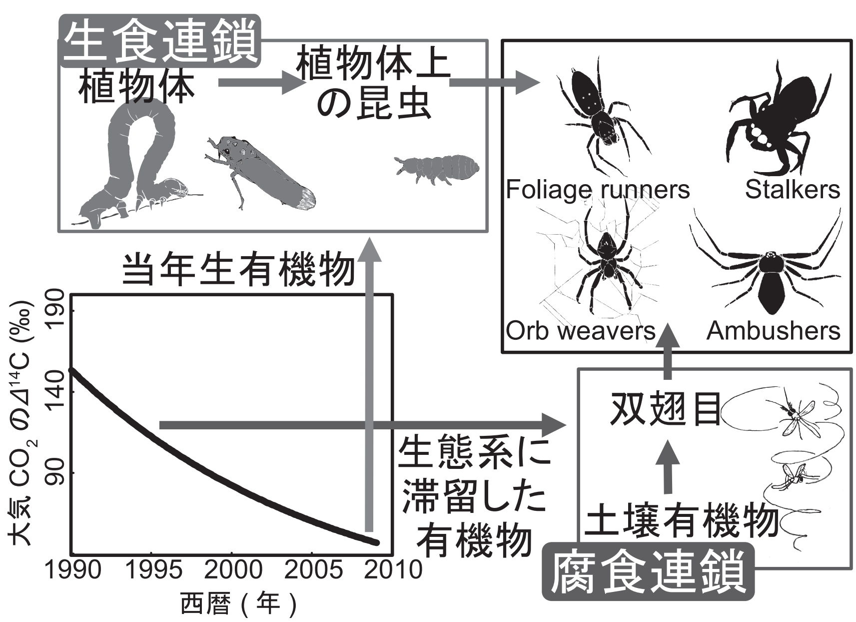


図 4. 筆者のこれまでの研究の概要．生食連鎖上の生物がほぼ当年に生産された有機物，腐食連鎖上の生物が古い有機物に起源していることを利用し，林齢の異なる森林，異なる捕食行動のクモ間で腐食連鎖由来の餌への依存度の違いを検討した．

違によって腐食連鎖由来の餌の利用性が異なることを示している．水域からの異地性資源（水生昆虫）と同様に，腐食連鎖由来の餌は飛翔昆虫として加入している．いずれの異地性資源も，円網造網性のクモにとって利用しやすい資源であったことは，このような餌資源としての共通点に起因するものと考えられる．一方で，筆者の研究からは，待ち伏せかつ徘徊性のクモにとっても，飛翔昆虫は利用し易い餌であることが示唆される．このタイプのクモについての採餌メニューがあまり調べられていないため，比較可能な先行研究が存在しないが，待ち伏せ型の戦略を採るクモ一般にとって飛翔昆虫のような活発に移動する生物が良い餌となっているのかもしれない．

Recipient への波及効果

これまでに示した事例に見られるように，クモに対する異地性資源の流入の増大はクモの生息密度の増大や，特定種の優占をもたらす．こうしたクモ群集の変化が，クモと同じく植物体上に生息するクモ以外の生物にまで影響を及ぼすとすれば，異地性資源流入が生物群集全体に変化を及ぼす重要なメカニズムの一つであると言えるだろう．また，

異地性資源流入の増大によって植物上の捕食者が増大し，それが植食者の増加を防ぐのなら，そうした知見は農業生態系の管理上も重要である．幾つかの研究がこうした可能性について検討している．古くは Settle et al.（1996）が熱帯の水田において，水面下から供給される昆虫（水生＋底泥由来の昆虫）がクモを通じて植食昆虫に及ぼす影響を検討した研究を挙げる事ができる．この研究では，水面下からの餌供給が特にイネの栽培初期におけるクモの生育上重要な餌源となっていた．また，投入された有機物の量が多い区において水面下から供給された餌量が大きく，かつ植物体上の捕食者も多かった．さらに，実験的に殺虫剤を施与した結果，生育初期のクモの生息密度が減少し，その後の爆発的な植食昆虫の増大を招いた．これらの結果から，水面下から供給された餌によってイネの栽培初期におけるクモの生息密度が高められており，高密度のクモの生息によって地上部の植食昆虫の生息密度が抑制されたと考えられる．

その後，幾つかの畑地における研究で，腐植質有機物を地下部に施与することによる地上部の食物網に及ぼす影響が検討された（Wise et al. 1999）．多くの研究で，腐植質有機物の施与によって地下部から羽化した双翅目やトビムシなどが増大し，植物体上のクモも増大することが示された（Halaj & Wise 2002; Rypstra & Marshall 2005）が，増大したクモが植食者群集の生息密度を減少させるという結果が得られた研究は少数であった．特に Halaj & Wise（2002）は，作物や植食者の違いなども考慮して，地下部からの異地性資源流入がクモを増加させることが植物上の植食者に及ぼす影響を大規模に検討したが，クモの増加によって植食者が減少するという明確な証拠は得られなかった．森林内での羽化昆虫遮断実験でも，クモの減少と植食者の個体数には関係が見られなかった（Miyashita et al. 2003）．一方，幾つかの研究からは，クモが多いほど植物への食害率が低いという結果が得られている（Hlivko & Rypstra 2003; Rypstra & Marshall 2005; Schmitz 2008）．これらの結果からは，クモを忌避するために摂食時間が減少したり，摂食部位が変化したりするなど，クモが植食者を捕食する事なしに植食者による食害に対して影響を与えていることが示唆される．

一方，Henschel ら（2001）は水生昆虫によって増大したクモが植食者に及ぼす影響を調べた．沿岸と河川から 30 m 離れた地点のそれぞれで，クモの餌組成・クモの生息密度を調べ，さらにクモの除去によって植食者に起こる変化を検討した．沿岸では特にユスリカが多く供給されており，クモの餌に占める水生昆虫の割合が高かった．また，現場において主要なクモであった *Tetragnatha* 属と *Clubiona* 属は，いずれも沿岸で多く見られた．沿岸でクモの除去実験の結果，沿岸ではヨコバイが増加し，主な植生であるイラクサの再成長が盛んになった．一方，クモ除去の効果は河川から 30 m 離れた地点では検出されなかった．この結果は，沿岸では豊富な異地性資源流入によってクモが増大し，クモによる植食者への影響が強まったことを示している．沿岸でクモを除去しない場合にヨコバイは 30 m 離れた地点よりも数が少なく，これは河川近くにクモが多い事によると考えられた．

以上のように，異地性資源流入によって植物上のクモが増加する事は，クモを通じて植食者にも影響を及ぼしている．しかしながら，異地性資源流入が植食者に及ぼす間接的な影響が生じる機構に関しては，これまでの研究からは明確になっていない．考えられる可能性は（1）クモが植食者を捕食すること，（2）クモの脅威が増大することで植食者の行動が変化することの二つであり，どちらが主要な機構となっているのかは今のところ未解決である．特に（2）のような要因が重要であるならば，害虫の天敵として食害を抑制するという点において，クモの寄与は害虫の個体数の減少のみに着目してきた研究で想定されていたよりも大きいことになる．また，食物網全体から見ると，捕食者としてのクモに関する研究は数多く見られるが，鳥などにとっての餌生物としてのクモの効果は十分に検討されていない．虫食の鳥がクモだけで生存している訳ではないが，短期的にはクモが餌の大部分を占めることがある（Naef-Daenzer et al. 2000）．クモを捕食する生物を含めた，食物網構造全体に対する異地性資源流入の影響の大きさと，影響の及ぶ経路を理解することで，食物網上のクモの位置づけが明確になるだろう．

同位体の天然存在比を用いた，クモの生態学的研究の展望

同位体分析という手法によって，複数の生態系間・複数の捕食者間で，利用する餌資源を同一の量的尺度によって比較することが可能となった．また，餌生物の物質的な起源にまで遡ることができるという点で，同位体分析は食物網内の物質動態を明らかにする画期的な手法である．筆者の研究は，特に生物体を構成する有機物の ^{14}C 濃度を分析する事によって腐食連鎖由来の異地性資源流入を立証した点で，クモ群集の形成において異地性資源流入が広く一般に関与していることを強調するものである．このような同位体分析による食物網解析の利点を活かすことで，今後（1）クモ間の採餌メニューの違いを決定する上で重要な捕食形質，（2）クモを巡る食物網の空間的異質性・異質性の形成要因を明らかにできると考えている．

謝　辞

5 年強という長い時間，辛抱強く研究活動全般に渡る教育・示唆を与えていただいた陀安一郎先生（京都大学生態学研究セ

ンター）並びに研究室の皆様に御礼申しあげます．同位体生態学という分野を学ぶ上で最良の環境で研究を行うことができました．他の場では，ここに紹介した私の研究を遂行することは決して出来なかったと思います．また，研究内容を整理・解析するにあたって，武田博清先生（同志社大）・宮下直先生（東京大）・大園享司先生（京都大学生態学研究センター）・兵藤不二夫先生（岡山大）からの数多くのコメントをいただきました．末筆ながら御礼申しあげます．

引用文献

Akamatsu, F. & Toda, H. 2011. Flow regime alters body size but not the use of aquatic subsidies in a riparian predatory arthropod. Ecol. Res., 26: 801–808.

Akamatsu, F., Toda, H. & Okino, T. 2004. Food source of riparian spiders analyzed by using stable isotope ratios. Ecol. Res., 19: 655–662.

Akamatsu, F., Toda, H. & Okino, T. 2007. Relating body size to the role of aquatic subsidies for the riparian spider Nephila clavata. Ecol. Res., 22: 831–836.

Anderson, W. B. & Polis, G. A. 1998. Marine subsidies of island communities in the Gulf of California: evidence from stable carbon and nitrogen isotopes. Oikos, 81: 75–80.

Baldocchi, D., Falge, E., Gu, L., Olson, R., Hollinger, D., Running, S., Anthoni, P., Ch, B., Davis, K., Evans, R., Fuentes, J., Goldstein, A., Katul, G., Law, B., Lee, X., Malhi, Y., Meyers, T., Munger, W., Oechel, W., Paw, K. T., Pilegaard, K., Schmid, H. P., Valentini, R., Verma, S., Vesala, T., Wilson, K. & Wofsy, S. 2001. FLUXNET: a new tool to study the temporal and spatial variability of ecosystem-scale carbon dioxide, water vapor, and energy flux densities. Bull. Amer. Meteorol., 82: 2415–2434.

Basset, Y. 1991. The taxonomic composition of the arthropod fauna associated with an Australian rain-forest tree. Aust. J. Zool., 39: 171–190.

Briones, M., Garnett, M. & Piearce, T. 2005. Earthworm ecological groupings based on 14C analysis. Soil Biol. & Biochem., 37: 2145–2149.

Brown, K. M. 1981. Foraging ecology and niche partitioning in orb-weaving spiders. Oecologia, 50: 380–385.

Davis, J. M., Rosemond, A. D. & Small, G. E. 2011. Increasing donor ecosystem productivity decreases terrestrial consumer reliance on a stream resource subsidy. Oecologia, 167: 821–834.

Halaj, J. & Wise, D. H. 2002. Impact of a detrital subsidy on trophic cascades in a terrestrial grazing food web. Ecology, 83: 3141–3151.

Haraguchi, T. F., Uchida, M., Shibata, Y. & Tayasu, I. 2013. Contributions of detrital subsidies to aboveground spiders during secondary succession, revealed by radiocarbon and stable isotope signatures. Oecologia, 171: 935–944.

Henschel, J. R., Mahsberg, D. & Stumpf, H. 2001. Allochthonous aquatic insects increase predation and decrease herbivory in river shore food webs. Oikos, 93: 429–438.

Hlivko, J. T. & Rypstra, A. L. 2003. Spiders reduce herbivory: nonlethal effects of spiders on the consumption of soybean leaves by beetle pests. Ann. Entom. Soc. Amer., 96: 914–919.

Hyodo, F., Tayasu, I. & Wada, E. 2006. Estimation of the longevity of C in terrestrial detrital food webs using radiocarbon (^{14}C): how old are diets in termites? Func. Ecol., 20: 385–393.

Hyodo, F., Uchida, T., Kaneko, N. & Tayasu, I. 2012. Use of radiocarbon to estimate diet ages of earthworms across different climate regions. Appl. Soil Ecol., 62: 178–183.

Ishikawa, N. F., Doi, H. & Finlay, J. C. 2012. Global meta-analysis for controlling factors on carbon stable isotope ratios of lotic periphyton. Oecologia, 170: 541–549.

Kato, C., Iwata, T., Nakano, S. & Kishi, D. 2003. Dynamics of aquatic insect flux affects distribution of riparian web-building spiders. Oikos, 103: 113–120.

Kira, T. & Shidei, T. 1967. Primary production and turnover of organic matter in different forest ecosystems of the Western Pacific. Jpn. J. Ecol., 17: 70–87.

Lawrence, K. & Wise, D. H. 2004. Unexpected indirect effect of spiders on the rate of litter disappearance in a deciduous forest. Pedobiologia, 48: 149–157.

McCutchan Jr, J. H., Lewis Jr, W. M., Kendall, C. & McGrath, C. C. 2003. Variation in trophic shift for stable isotope ratios of carbon, nitrogen, and sulfur. Oikos, 102: 378–390.

南川雅男・吉岡崇仁（編）2006．地球化学講座 5 生物地球化学．培風館（東京），216 pp.

Miyashita, T. & Niwa, S. 2006. A test for top-down cascade in a detritus-based food web by litter-dwelling web spiders. J. Arachnol., 21: 611–615.

Miyashita, T., Takada, M. & Shimazaki, A. 2003. Experimental evidence that aboveground predators are sustained by underground detritivores. Oikos, 103: 31–36.

Moulder, B. C. C. & Reichle, D. E. 1972. Significance of spider predation in the energy dynamics of forest floor arthropod communities. Ecol. Monogr., 42: 473–498.

Naef-Daenzer, L., Naef-Daenzer, B. & Nager, R. G. 2000. Prey selection and foraging performance of breeding Great Tits Parus major in relation to food availability. J. Avian Biol., 31: 206–214.

Nakano, S. & Murakami, M. 2001. Reciprocal subsidies: dynamic interdependence between terrestrial and aquatic food webs. Proc. Nat. Acad. Sci. U. S. A., 98: 166–170.

Olive, C. W. 1980. Foraging specialization in orb-weaving spiders. Ecology, 61: 1133–1144.

Olive, C. W. 1981. Optimal phenology and body-size of orb-weaving spiders: foraging constraints. Oecologia, 49: 83–87.

Parnell, A. C., R. Inger, S. Bearhop, and Jackson, A. L. 2010. Source partitioning using stable isotopes: coping with too much variation. PloS One, 5: e9672.

Phillips, D. L. & Gregg, J. W. 2003. Source partitioning using stable isotopes: coping with too many sources. Oecologia, 136: 261–269.

Phillips, D. L., Newsome, S. D. & Gregg, J. W. 2005. Combining sources in stable isotope mixing models: alternative methods. Oecologia, 144: 520–527.

Polis, G. A., Anderson, W. B. & Holt, R. D. 1997. Toward an integration of landscape and food web ecology: the dynamics of spatially subsidized food webs. Ann. Rev. of Ecol. & Syst., 28: 289–316.

Rypstra, A. L. & Marshall, S. D. 2005. Augmentation of soil detritus affects the spider community and herbivory in a soybean agroecosystem. Entom. Exp. et Appl., 116: 149–157.

Schmitz, O. J. 2008. Effects of predator hunting mode on grassland ecosystem function. Science, 319: 952–954.

Schoener, T. W. & Spiller, D. A. 2010. Trophic cascades on islands. Pp. 179–203. In: Terborgh, J. & Estes, J. A.（ed.）Trophic cascades: predators, prey, and the changing dynamics of nature. Island Press, Washington, DC, 488 pp.

Semmens, B. X., Moore, J. W. & Ward, E. J. 2009. Improving Bayesian isotope mixing models: a response to Jackson et al.（2009）. Ecol. Lett., 12: E6–8.

Settle, W. H., Ariawan, H., Astuti, E. T., Cahyana, W., Hakim, A. L., Hindayana, D. & Lestari, A. S. 1996. Managing tropical rice pests through conservation of generalist natural enemies and alternative prey. Ecology, 77: 1975–1988.

Shimazaki, A. & Miyashita, T. 2000. Abundance and taxonomic composition of insects emerging from soil to above-ground ecosystems in forests. Edaphologia, 29: 5–12.

Shimazaki, A. & Miyashita, T. 2005. Variable dependence on detrital and grazing food webs by generalist predators: aerial insects and web spiders. Ecography, 28: 485–494.

Stuiver, M. & Polach, H. A. 1977. Discussion: reporting of ^{14}C data. Radiocarbon, 19: 355–363.

Vannote, R. L., Minshall, G. W., Cummins, K. W., Sedell, J. R. & Cushing, C. E. 1980. The river continuum concept. Canadian J. Fish. & Aquat. Sci., 37: 130–137.
Vogel, J. S. & Love, A. H. 2005. Quantitating isotopic molecular labels with accelerator mass spectrometry. Methods Enzymol., 402: 402–422.
Wesner, J. S. 2012. Predator diversity effects cascade across an ecosystem boundary. Oikos, 121: 53–60.
Wimp, G. M., Murphy, S. M., Lewis, D., Douglas, M. R., Ambikapathi, R., Van-Tull, L., Gratton, C. & Denno, R. F. 2013. Predator hunting mode influences patterns of prey use from grazing and epigeic food webs. Oecologia, 171: 505–515.
Wise, D. H. 1993. Spiders in Ecological webs. Cambridge University Press, Cambridge, 328 pp.
Wise, D. H. 2004. Wandering spiders limit densities of a major microbi-detritivore in the forest-floor food web. Pedobiologia, 48: 181–188.
Wise, D. H., Snyder, W. E., Tuntibunpakul, P. & Halaj, J. 1999. Spiders in decomposition food webs of agroecosystems: theory and evidence. J. Arachnol., 27: 363–370.
吉岡崇仁 2006．生物圏における安定同位体の挙動．Pp. 93–143. In: 南川雅男・吉岡崇仁（編），地球科学講座 5 生物地球化学．培風館（東京），216 pp.

Received September 4, 2013 / Accepted October 22, 2013

[Review] A brief introduction to studies that revealed ecological roles of spiders as consumers of allochthonous prey subsidy, in particular using ^{13}C, ^{15}N and ^{14}C isotope measurements. by Takashi F. Haraguchi